Untersuchungen über Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der philosophischen Fakultät der Universität Leipzig

vorgelegt von

Bruno Mann

aus Thurm i. S.

ACAD. LIPSIENSIS BIBL.

Borna-Leipzig

Buchdruckerei Robert Noske

1906.

Angenommen von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Sektion auf Grund der Gutachten der Herren

Pfeffer und **Chun.**

Leipzig, den 22. Mai 1906.

Der Prokanzellar

Marx.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Einleitung 5
B. Allgemeine Versuchsanstellung 8
C. Spezieller Teil 10
I. Versuchsmethoden 10
II. Bei welchen Pflanzen ist eine Neubildung der Zellmembran um den plasmolysierten Protoplasten zu beobachten? 12
III. Abhängigkeit der Zellhautbildung von der Differenzierung und dem Alter der Zellen, sowie von der Jahreszeit 16
IV. Einfluß äußerer Bedingungen auf die Zellhautbildung 19
1. Einfluß der plasmolysierenden Lösung auf die Membranbildung 19
2. Beeinflussung der Zellhautbildung durch Äther 25
3. Der Vorgang der Zellhautbildung bei verschiedenen Temperaturen 27
4. Die Bedeutung des Lichtes für die Zellhautbildung 30
5. Die Wirkung verschiedener Sauerstoffpressung auf die Bildung der Zellmembran 32
V. Allgemeine Beobachtungen 33
1. Anlage und Qualität der Zellhaut 33
2. Lebensdauer und Lebenstätigkeit in den plasmolysierten Zellen 37
3. Wachstumserscheinungen während der Plasmolyse und nach dem Überführen in normale Bedingungen 38
VI. Zusammenfassung 40

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546827_0106

A. Einleitung.

Eine stattliche Anzahl von Arbeiten befaßt sich mit dem für die Erklärung vieler physiologischer Vorgänge so wichtigen Studium der Zelle und den zwischen den einzelnen Teilen derselben bestehenden Beziehungen. Von besonderem Interesse war hierbei die Zellmembran, welche sich der Protoplasmakörper zu seinem Schutze und zur Festigung der ganzen Pflanze oder zur Erfüllung von besonderen der Zweckmäßigkeit der gesamten Lebenstätigkeit dienenden Funktionen schafft. Dabei wurde verschiedentlich die Beobachtung gemacht, daß der Protoplasmakörper an seiner Oberfläche unter Umständen eine neue Zellhaut bilden kann, wenn er der ursprünglichen Umkleidung beraubt wurde.[1]) Dies kann entweder durch Verletzung der Zellwandung geschehen oder dadurch, daß der Protoplast teils ohne äußere Ursachen, teils auf äußere Eingriffe hin sich von der Zellwand zurückzieht.[2]) Die ersten hierauf bezüglichen Tatsachen finden sich bei Hanstein.[3]) Dieser Forscher beobachtete, daß der durch Knickungen und Quetschungen verletzte Protoplast der Fäden von Vaucheria sich an der Wundstelle durch Zellhaut abschließt. Selbst sehr kleine abgeschnittene Stücke können an den freiliegenden Stellen Zellkappen bilden und weiter zu einem neuen Faden auswachsen. Ebenso konnte Strasburger[4]) verschiedentlich Neubildungen von Zellhaut an derselben Alge feststellen. Schmitz[5]) beobachtete etwas ähnliches an einer Anzahl

---

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Bd. 1 S. 482, 520, Bd. 2 S. 208, 221.

[2]) Literatur vgl. auch E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903, S. 12—16.

[3]) Hanstein, Über die Lebenszähigkeit der Vaucheriazelle und das Reproduktionsvermögen ihres protoplasmatischen Systems. Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde, Bonn 1872, S. 163.

[4]) Strasburger, Studien über Protoplasma S. 53.

[5]) Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschrift d. Naturforschergesellschaft zu Halle 1879. S. 305.

mehrkerniger Meeresalgen, welche er unter dem Namen Siphonocladiaceen zusammenfaßt. Auch bei diesen stirbt bei Verletzungen nur ein kleiner Teil der Zelle ab. Der übrige Teil ballt sich zu einer oder mehreren Kugeln zusammen, welche sich aufs neue mit Zellhaut umkleiden. Jeder dieser Ballen enthielt mindestens einen Kern. In einer weiteren unvollendeten Arbeit von Hanstein[1]) werden die bis dahin bekannten Tatsachen, sowie die eigenen Beobachtungen dieses Forschers an Vaucheria zusammengefaßt. Hieran schließt sich eine Arbeit von Krabbe.[2]) Dieser stellte fest, daß in manchen Bastzellen vielfach eine mehrmals aufeinanderfolgende Bildung von Zellhautkappen sich nachweisen läßt, sowie daß eine Zerschnürung des Protoplasten stattfindet. Die einzelnen Teile umgeben sich mit Zellhaut, soweit sie einen Kern besitzen. Weitere Beispiele für diese Erscheinung finden sich bei Kohl,[3]) welcher in Haaren eine wiederholte Kappenbildung konstatierte. Da sich zwischen den einzelnen Zellkappen Protoplasmareste nachweisen ließen, kommt er mit Krabbe zu dem Resultat, daß hier eine vorherige Kontraktion des Protoplasten ausgeschlossen sei. Die Zellhäute seien nicht auf der Oberfläche, sondern vielmehr im Innern des Plasmakörpers entstanden und hierauf die abgeschnürten Teile abgestorben. Von besonderer Wichtigkeit sind die Untersuchungen von Klebs,[4]) auf welche in dieser Arbeit mehrfach zurückzukommen sein wird. Er wandte eine ganz neue Versuchsmethode an, nämlich die Plasmolyse. Diese Methode hat den Vorteil, daß der Protoplast nicht durch mechanische Eingriffe verletzt werden kann. Da Plasmolyse mit wenig Ausnahmen bei allen Zellen ausführbar ist, so ist es auf diese Weise möglich, beliebige Objekte auf Zellhautbildung hin zu untersuchen. Ein Teil dieser Untersuchungen befaßt sich mit dem Einfluß des Kernes auf die Zellhautbildung. Zerfiel nämlich der Protoplast in mehrere Teile, so bildete nur der kernhaltige eine neue Membran. Haberlandt[5])

---

[1]) Hanstein, Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas. Botanische Abhandlungen IV, 2. 1880 S. 45.

[2]) Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute. Jahrbücher für wissenschaftl. Bot. 1887 Bd. 18 S. 346, 380, 411, 418.

[3]) Kohl, Wachstum und Eiweißgehalt vegetabilischer Zellhäute. Bot. Zentralblatt 1889 Bd. 37 S. 1.

[4]) Klebs, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuchungen aus d. bot. Institute zu Tübingen 1888 Bd. 2 S. 489.

[5]) Haberlandt, Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht

zeigte dann, daß eine solche Zerschnürung des Protoplasten auch auf natürlichem Wege in Haaren stattfindet, wobei sich gleichfalls die Unentbehrlichkeit des Kernes bei der Zellhautbildung nachweisen ließ. Palla[1]) glaubte hingegen in seinen Untersuchungen, welche er zum Teil nach der Methode von Klebs ausführte, Fälle nachgewiesen zu haben, bei welchen auch kernlosen Protoplasmateilen die Fähigkeit der Zellhautbildung zukomme. Da seine Resultate im übrigen aber in verschiedenen Beziehungen Übereinstimmungen mit denen von Klebs zeigen, nimmt er in den kernfreien Teilen eine Nachwirkung des von ihnen getrennten Kernes an. Townsend[2]) wies jedoch nach, daß diese Erscheinung auf der Erhaltung von plasmatischen Verbindungsfäden zwischen den kernhaltigen und den kernlosen Teilen beruhte. Dieser Einfluß des Kernes kann sich selbst auf benachbarte Zellen erstrecken.

Noch fehlen aber weitere Untersuchungen darüber, welchen Einflüssen die Zellhautbildung um den plasmolysierten Protoplasten unterworfen ist. Einen Beitrag hierzu soll folgende Arbeit liefern. Es soll darin versucht werden, zunächst die Kenntnis über die Verbreitung dieser Erscheinung im Pflanzenreiche zu erweitern und zu untersuchen, in welcher Weise die Zellhautbildung von Ausbildung und Alter der Zellen, sowie von verschiedenen äußeren Bedingungen abhängig ist. Hieran sollen sich einige allgemeine dabei gemachte Beobachtungen schließen.

---

auf die Funktion des Zellkernes. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse der Kaiserl. Akad. d. Wissensch. XCVIII Heft 3 Abt. 1 1889.

[1]) Palla, Beobachtungen über Zellhautbildung an des Kernes beraubten Protoplasten. Flora 1890 S. 314.

[2]) Townsend, Der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut Jahrb. f. wissensch. Bot. 1897 Bd. 30 S. 484.

B. Allgemeine Versuchsanstellung.

Als plasmolysierende Flüssigkeit diente mit Ausnahme einer Anzahl Versuche über den Einfluß anderer Stoffe ausschließlich Rohrzuckerlösung in Konzentrationen von 10—30 %. Um die Infektion durch Pilze und Bakterien möglichst einzuschränken, wurden die Lösungen vor dem jedesmaligen Gebrauche aufgekocht. Eine vorherige Reinigung der Versuchsobjekte mittels desinfizierender Mittel war nicht durchführbar, da alle Stoffe, welche tötend auf Bakterien und Pilze einwirken, zugleich auch für das Leben der meist zarten Versuchsobjekte von Nachteil waren. Der Nachweis der neugebildeten Zellhaut geschah stets durch erneute Plasmolyse mit einer konzentrierten Salpeterlösung. In einzelnen Fällen wurden auch Färbungen angewendet oder das neugebildete Häutchen auf seine Resistenz gegen Kalilauge und Eau de Javelle geprüft. Um alle nicht gerade unumgänglichen schädlichen Einflüsse zu vermeiden, wurde von einem Zusatz von Congorot zur Zuckerlösung abgesehen. Dieser Farbstoff ermöglicht zwar vortrefflich ein Erkennen des ersten Auftretens der Zellhäute, steigert aber das Dickenwachstum der Zellmembran abnorm, während ein Flächenwachstum verhindert wird. Dieser letzte Umstand beruht nach Klebs[1]) nur auf der Einlagerung von Farbstoffteilchen in die Zellhaut, wodurch deren Dehnbarkeit herabgesetzt wird. Dies ist jedoch bei anderen Farbstoffen nicht der Fall. Es ist deshalb nicht ausgeschlossen, daß diese Hemmung einer direkten Schädigung des Protoplasten zuzuschreiben ist,[2]) welche wohl noch eine Zellhautbildung zuläßt, aber hinreicht, um das Flächenwachstum zu unterdrücken. Ebenso wenig wurden Stoffe zur Abwehr der Pilze zugesetzt, wie Kaliumchromat oder Kaliumbichromat, da diese Stoffe

[1]) Klebs l. c. S. 502, 516, 523, 534.
[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II S. 37.

schon bei großer Verdünnung schädigend wirken können.[1]) Die Versuche wurden bei Zimmertemperatur (ca. 20° C) und im Lichte vorgenommen.

Da es sich in dieser Arbeit nur um Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten handelt, sei es in folgendem gestattet, dieselbe öfters kurz als Zellhautbildung schlechthin zu bezeichnen.

---

[1]) Klebs l. c. S. 492, 533, 558.

C. Spezieller Teil.

I. Versuchsmethoden.

Wie sich herausstellte, ist die Art der Versuchsanstellung nicht gleichgültig für den Erfolg des Versuches. Die sich dabei ergebenden Verschiedenheiten seien deshalb in folgendem kurz angeführt. Zur Erreichung einer konstanten Plasmolyse wurden drei Methoden versucht.

1. In Uhrschälchen. Die Objekte kamen möglichst rein gewaschen in Uhrschälchen mit Rohrzuckerlösung, und zwar sogleich in solcher Größe und Form, daß sie leicht auf einen Objektträger übertragen und ohne weiteres Zerschneiden unter dem Mikroskop beobachtet werden konnten. Kleinere Objekte wurden also im ganzen (Moosblättchen, Prothallien), größere in Schnitten untersucht (Blattstiele, Stengelteile). Die mit Glasplatten überdeckten Uhrschälchen, welche vorher sterilisiert worden waren, wurden dann bis zu Ende des Versuches in einer feuchten Kammer gehalten. Bei längerer Versuchsdauer wurde die Zuckerlösung wiederholt erneuert. Der Erfolg war bei vielen auf solche Weise behandelten Pflanzen ein befriedigender. Eine größere Anzahl ging jedoch sehr bald während der Plasmolyse zugrunde. Dies war besonders bei Schnitten aus den Geweben höherer Landpflanzen der Fall. Da diese Mißerfolge möglicherweise die Folge des ungewöhnten submersen Zustandes sein konnten, wurde die Versuchsanstellung auf folgende Weise abgeändert.

2. Auf Filtrierpapier. Die in Rohrzuckerlösung plasmolysierten Objekte kamen in kleinen Schälchen auf Streifen von Filtrierpapier zu liegen, welche in Rohrzuckerlösung von entsprechender Konzentration tauchten und sich infolge der Kapillarität immer feucht erhielten. Es hatte jedoch den Anschein, als ob die, wenn auch nur geringe Verdunstung der feuchten Papierfläche kleine Schwankungen in dem Grade der Plasmolyse zur Folge hätte, die einer Neu-

bildung der Zellhaut nachteilig waren. Zur Untersuchung kamen sowohl Objekte, welche nach der ersten Methode keine befriedigenden Resultate ergeben hatten, als auch solche, an welchen die Fähigkeit der Zellhautbildung erwiesen war. Das Ergebnis zeigte, daß für erstere auch auf diese Weise keine günstigeren Bedingungen geschaffen waren. Aber auch nach der ersten Methode als brauchbar befundene Objekte zeigten sich ungünstig beeinflußt. Bei den meisten trat Zellhautbildung ein, aber nur spärlich und unregelmäßig, teilweise auch etwas später als direkt in Zuckerlösung. Verschiedene gingen auch ohne Zellhautbildung zugrunde. Besonders litten die Versuche darunter, daß die Objekte trotz aller angewandten Vorsicht sehr leicht von Pilzen befallen und zerstört wurden.

3. Da die Vermutung nahe lag, daß die einzelnen Zellen in größerem Verbande länger lebensfähig bleiben würden, wurden größere Teile der Pflanzen, z. B. Stücke von Stengeln oder Blattstielen unter dem Rezipienten der Luftpumpe mit Rohrzuckerlösung injiziert. Dann kamen sie teils nach Methode 1 in Zuckerlösung, teils nach Methode 2 auf feuchtes Filtrierpapier, und wurden nach entsprechender Zeit an Schnitten untersucht. An Stengelstücken von Tradescantia fluminensis konnte aber auf diese Weise eine Neubildung der Zellhaut meist nicht oder doch nur bei wenigen Zellen konstatiert werden, obgleich an Schnitten in Zuckerlösung sehr bald Zellhautbildung eintritt. Der Grund für dieses abweichende Verhalten könnte ein doppelter sein. Zunächst dürfte anzunehmen sein, daß diese Versuchsanstellung immerhin einen etwas gewaltsamen Eingriff bedeutet, der unter Umständen in dem inneren Bau des Protoplasten Störungen hervorruft und eine Schädigung der Zellen wohl möglich erscheinen läßt. Eine zweite Möglichkeit wäre die, daß die einzelnen Zellen infolge der Erfüllung der Interzellularen mit Zuckerlösung einem konstanten Luftmangel ausgesetzt sind, welcher eine Zellhautbildung verhindern könnte. Wahrscheinlich wirken beide Umstände zusammen, wie aus den später zu erwähnenden Versuchen über den Einfluß der Sauerstoffpressung zu schließen ist.

Es wurden deshalb weiterhin die Versuche wieder in Uhrschälchen vorgenommen. Der Grad der Plasmolyse wurde so gewählt, daß sich der Protoplast wenigstens an einer Stelle deutlich von der Zellwand abhob.

II. Bei welchen Pflanzen ist eine Neubildung der Zellmembran um die plasmolysierten Protoplasten zu beobachten?

In den in der Einleitung erwähnten Arbeiten wurden als Versuchsobjekte meist Pflanzen verwendet, welche sich gerade für diese besonderen Zwecke eigneten. Wohl ist dieses Material schon ziemlich mannigfaltig, jedoch gestattet es noch keinen Schluß zu ziehen, inwiefern der Fähigkeit des Protoplasten, nach Plasmolyse eine neue Zellhaut zu bilden, im ganzen Pflanzenreiche eine allgemeinere Gültigkeit zukommt. Besonders sind die Phanerogamen wenig berücksichtigt.

Um nun einen Überblick darüber zu erhalten, wieweit diese Erscheinung verbreitet sei, wurde eine größere Anzahl von Pflanzen daraufhin untersucht. Die Zahl der geeigneten Objekte ist jedoch eine beschränkte. Die glückliche Wahl blieb mehr oder weniger Sache des Zufalls. Denn es läßt sich zunächst nie vorhersagen, ob eine Pflanze besonders brauchbar sein wird oder nicht. Im allgemeinen wurde das Augenmerk darauf gerichtet, Objekte mit großen und wenn möglich der Beobachtung ohne große Verletzungen leicht zugänglichen Zellen zu erhalten. Naturgemäß ließen sich die besten Erfolge bei niederen Gliedern des Pflanzenreiches erwarten. Je höher eine Pflanze morphologisch differenziert ist, desto mehr sind auch die einzelnen Zellen besonderen Leistungen angepaßt. Je weniger dies der Fall ist, um so mehr vereinigt die Zelle Eigenschaften in sich, die sie dem embryonalen Charakter nähern und sie befähigen, vielfältiger auf äußere Eingriffe zu reagieren als hoch differenzierte Zellen. Dies gilt im besondern auch von der Erscheinung der Regeneration. Diese ist auf jungen Entwicklungsstadien und bei niederen Pflanzen am weitgehendsten. Als Regeneration ist auch die Bildung einer Membran um den plasmolysierten Protoplasten aufzufassen.[1]) Vielfach ist auch die Widerstandsfähigkeit gegen extreme Einflüsse bei niederen Pflanzen größer. Deshalb ist es auch bei diesen weniger schwierig, Teile derselben längere Zeit in plasmolysiertem Zustande am Leben zu erhalten als bei höher stehenden. Deshalb darf aber bei einem Mißerfolg noch nicht auf eine Unfähigkeit der Zellhautbildung

---

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II S. 208.

geschlossen werden. Denn es ist keineswegs ausgeschlossen, daß bei solchen Versuchen bald zugrunde gehende Objekte diese Fähigkeit dann doch zeigen würden, wenn dieser Übelstand durch günstige Bedingungen aufgehoben werden könnte. Es kommen hier verschiedene Einflüsse in Betracht, welche auf eine Schädigung der Zelle hinwirken. Zu den rein osmotischen Wirkungen kommen noch der Wechsel des Mediums, sowie andere durch die Isolierung bedingte Begleiterscheinungen. Aus diesem Grunde sind auch Wasserpflanzen besser zu plasmolytischen Untersuchungen von längerer Dauer geeignet als Landpflanzen, da erstere schon unter normalen Verhältnissen an das Leben in einem flüssigen Medium akkommodiert sind.

Günstige Objekte bieten sich in den Algen, welche von Klebs[1]) eingehend auf die Fähigkeit der Zellhautbildung untersucht worden sind und deshalb in dieser Arbeit nur vergleichsweise herangezogen wurden. Diese bleiben meist sehr lange in Kulturen lebend und bilden reichlich Zellhäute. Ausnahmen davon sind aber ziemlich häufig. Ferner wies Klebs Zellhautbildung nach an Prothallien von Gymnogramme, Blättern von Funaria hygrometrica und Elodea canadensis. Mit dikotylen Pflanzen stellte er keine ausführlichen Versuche an. Jedoch spricht er infolge eines negativen Resultates mit Zellen aus dem Fruchtfleische von Symphoricarpus racemosus die Vermutung aus, daß die Dikotylen möglicherweise diese Fähigkeit überhaupt verloren hätten.[2]) Daß dies nicht der Fall ist, geht teilweise schon aus den Versuchen von Palla und und denen von Townsend hervor, welche unter anderen auch an Wurzelhaaren, sowie Blatt- und Stengelhaaren von Dikotylen Erfolge erzielten. Auch im Verlaufe dieser Arbeit wurden noch verschiedene Beispiele hierfür gefunden. Aus diesen geht zugleich hervor, daß dies nicht nur für Haare, sondern auch für andere Zellgewebe aus Blättern und Stengeln gilt.

In folgender Tabelle sind diejenigen Pflanzen aufgeführt, an welchen in dieser Arbeit Zellhautbildung nachgewiesen wurde. Dabei sind zugleich einige wenige mit eingeschlossen, bei welchen eine solche schon in früheren Untersuchungen beobachtet wurde, die aber hier nicht mit untersucht worden sind.

---

[1]) Klebs l. c.
[2]) Klebs l. c. S. 504.

Tabelle I.

	Familie	Spezies	Teil der Pflanze	Bemerk.
Pilze	Mucorineen	. . . . .	. . . .	van Tieghem[1])
Algen	Eine große Anzahl von Süßwasseralgen u. Meeresalgen			Townsend[2]) Klebs, Palla,
Leber-moose	Jungermanniaceae	Lophocolea bidendata	Blätter	
	Marchantiaceae	Marchantia polymorpha	Rhizoiden	Palla, Townsend
Laub-moose		Funaria hygrometrica	Blätt.,Stengel Rhiz., Proton.	
		Barbula muralis	Blätt.,Proton.	
		Phascum cuspidatum	Blätter	
		Bryum capillare	„	
		Bryum argenteum	Protonema	
		Bryum caespiticium	„	Townsend
Farne	Polypodiaceae	Gymnogramme spec.	Prothallien	
	„	Aspidium filix mas	„	
	„	Aspidium falcatum	„	
	„	Blechnum lomarioides	„	
	Cyatheaceae	Balantium antarcticum	„	
	Salviniaceae	Salvinia natans	Wasserblätt.	
Mono-kotyle	Commelinaceae	Tradescantia fluminensis	Stengel	
	Pontederiaceae	Heteranthera reniformis	Stengel, Niederblätt.	
	Sparganiaceae	Sparganium ramosum	Blätter	
	Typhaceae	Typha latifolia	„	
	Alismaceae	Sagittaria sagittifolia	Blattstiele	
	Hydrocharitaceae	Elodea canadensis	Stengel,Blätt.	
	„	Hydrocharis Morsus ranae	Niederblätt.	
Dikotyle	Ranunculaceae	Caltha palustris	Blattstiele	
	Cruciferae	Sinapis alba	Wurzelhaare	Palla
	Umbelliferae	Heracleum sibiricum	Blatt- u. Stengelhaare	Townsend
	Crassulaceae	Sedum spurium	Stengel	
	Onagraceae	Jussieua grandiflora	„	
	Primulaceae	Primula sinensis	Blatt- u. Stengelhaare	
	Cucurbitaceae	Momordica Elaterium	„	
	„	Cucurbita Pepo	„	
	„	Bryonia dioica	Siebröhren	Townsend
	Compositae	Gynura aurantiaca	Haare	„

[1]) Ph. van Tieghem, Nouvelles recherches sur les Mucorinées. Ann. des Sc. nat. Botanique Sér. VI. I. 1. 1875 S. 19—24.

[2]) Townsend l. c. S. 486. Klebs l. c. S. 501.

Diese Zusammenstellung bietet zwar noch keine systematische Auswahl der Objekte, aber immerhin geht daraus hervor, daß die Fähigkeit der Zellhautbildung nach Plasmolyse im Pflanzenreiche weit verbreitet ist. Am häufigsten ist sie bei den niederen Gliedern zu finden, während sie später etwas abnimmt. Aber selbst bei sehr hoch stehenden Pflanzen ist sie noch nachzuweisen, und es ist kein Grund vorhanden anzunehmen, daß über einen bestimmten Punkt der Entwicklung hinaus diese Möglichkeit nicht mehr bestehe. Andrerseits ist diese Fähigkeit aber auch nicht eine Eigentümlichkeit bestimmter Familien oder Pflanzengruppen. Selbst sehr nahe stehende Glieder derselben können in verschiedenem Maße geeignet sein, ja sich sogar entgegengesetzt verhalten. Wenn manche Familien eine besondere einheitliche Neigung zur Zellhautbildung zu zeigen scheinen, so wird dies mehr ein zufälliges Zusammentreffen sein. Dieses ergibt sich aus den gleichartigen Lebens- und Wachstumsbedingungen, unter denen sie sich befinden, und welche sie für die Untersuchungen gleich geeignet machen. Die Zahl derjenigen Pflanzen, welche trotz langer Lebensdauer in plasmolysiertem Zustand keine Zellhaut bilden, ist verhältnismäßig gering. Keine Zellhautbildung war zu erzielen an folgenden:

Mnium cuspidatum (Blätter),
Bryum bimum (Blätter),
Vallisneria spiralis (Blätter),
Lemna minor,
Begonia manicata (Blattschuppen).

Von diesen zeigte sich nach einem Monate noch keine Zellhautbildung an Bryum bimum in 15% Rohrzucker. Trotzdem waren die Zellen zum größten Teil noch lebend. Über noch größere Versuchsdauer finden sich Beispiele bei Klebs, welcher Algen zum Teil bis $1^1/_2$ Monat lebend erhielt, ohne daß der erwünschte Erfolg eingetreten wäre.[1]) Daß jedoch auch Pflanzen, welche unter gewöhnlichen Verhältnissen keine Zellhaut bilden, dies bei gewissen Änderungen der äußeren Bedingungen doch tun können, wird bei den Versuchen über den Einfluß der Temperatur erwähnt werden. Manche Entwicklungstadien scheinen mit wenig Ausnahmen eine gewisse Übereinstimmung zu zeigen, so Protonemen und Prothallien. An diesen trat Zellhautbildung bei allen untersuchten Objekten sehr schnell und zahlreich ein, so daß eine gewisse Gleichmäßigkeit nicht zu verkennen ist.

[1]) Klebs l. c. S. 504.

III. Abhängigkeit der Zellhautbildung von der Differenzierung und dem Alter der Zellen sowie von der Jahreszeit.

In sehr wenig Fällen besitzen die Zellen sämtlicher Teile einer Pflanze die Fähigkeit unter den angewandten Versuchsbedingungen eine neue Zellhaut zu bilden. Dies ist nur dann der Fall, wenn die einzelnen Zellen unter sich ziemlich gleichwertig sind. Ist jedoch schon eine scharfe Sonderung der Zellen zu besonderen Geweben eingetreten, so ist meist die Zellhautbildung ur auf bestimmte Zellgewebe beschränkt. Jedoch wird die Neubildung an verschiedenen Gewebearten beobachtet. So wird unter den in Tab. 1 angeführten Pflanzen Zellhautbildung beobachtet bei Epidermiszellen, Blatt- und Stengelparenchymen, Markzellen, Blatt- und Stengelhaaren, Rhizoiden.

Jedoch auch die einzelnen Zellen desselben Gewebes verhalten sich nicht in gleicher Weise. Es ist durchaus nicht gleichgültig, ob sie einem Teil entnommen werden, der noch wachstumsfähig ist, oder einem solchen, der sein Wachstum eingestellt hat. Es zeigt sich auf diese Weise eine Verschiedenheit in der Intensität der Zellhautbildung, je nach dem Alter und der Entwicklung der Zellen. Diese Abhängigkeit ist in verschiedenem Grade ausgebildet. Sie läßt sich am besten dartun durch Herausgreifen einiger Beispiele, aus welchen sich graduelle Verschiedenheiten ergeben.

Wenig ausgeprägt sind die Unterschiede noch bei den Moosen. Als Beispiel sei Funaria hygrometrica angeführt. Von diesem Pflänzchen sind so ziemlich alle Teile befähigt, nach Plasmolyse eine neue Membran zu bilden, sowohl Protonema als auch Zellen aus Blättern, Rhizoiden und Stengel, bei letzteren beiden allerdings nur in geringem Maße. An den Blättern von verschiedenem Alter zeigen sich aber kleine Unterschiede. Bei jüngeren erfolgt die Zellhautbildung etwas schneller und an einer größeren Zahl von Zellen als bei älteren. Diese weisen überhaupt größere Unregelmäßigkeiten auf in bezug auf die Zeit bis zum Eintritt der Membranbildung und die Verteilung der in Frage kommenden Zellen. Im allgemeinen scheinen die Zellen an der Basis und in der Nähe des Randes der Blätter etwas bevorzugt zu sein. Der geringe Unterschied zwischen jungen und älteren Blättern von Moosen läßt sich wohl aus der Tatsache erklären, daß sich gerade bei diesen ein

großer Teil der Zellen embryonale Befähigung bewahrt, die in normalen Bedingungen unter Umständen in einem Auswachsen zu Rhizoiden und Protonema ihren Ausdruck findet.

Ebensowenig läßt sich bei Farnprothallien eine scharfe Grenze zwischen einzelnen Altersstufen ziehen. Aber auch hier nimmt die Häufigkeit der Zellhautbildung mit zunehmendem Alter etwas ab. Klebs[1]) gibt an, daß er an Prothallien anderer Farne außer von Gymnogramme keine Zellhautbildung erzielte, so an Blechnumarten und Ceratopteris thalictroides. Dieses negative Resultat dürfte indes durch das Alter der Prothallien oder durch die Versuchsbedingungen verursacht worden sein. Wenigstens bildeten junge Prothallien von Blechnum lomarioides sehr gut Zellhäute. Dagegen konnte an sehr alten Prothallien von Ceratopteris keine Zellhautbildung beobachtet werden. Es konnte leider nicht untersucht werden, ob diese Befähigung vielleicht den jungen Prothallien dieser Pflanze zukommt, da ausgesäte Sporen nicht keimten. In der Regel verwandte ich aber sehr junge Prothallien, welche teils von Aussaaten der Sporen auf feuchten Gipsblöcken bei Zimmertemperatur, teils von Topfkulturen aus dem Warmhause stammten. Sämtliche zeigten nach Plasmolyse den Eintritt der Zellhautbildung. Abweichend verhält sich manchmal die Scheitelzelle, welche oft ohne Membranbildung zugrunde geht.

Am besten ist die Abhängigkeit der Zellhautbildung vom Alter der Zellen zu untersuchen an Pflanzen mit langer Sproßachse. Günstige Objekte sind hierfür Elodea canadensis und Tradescantia fluminensis. Junge Blätter der Elodea von der Spitze der Sprosse zeigen die Zellhautbildung am schönsten und schnellsten. Mit zunehmender Entfernung vom Sproßgipfel wird sie dann immer spärlicher und unregelmäßiger und tritt auch etwas später ein als an jungen Blättern. Die Verwendung älterer Blätter erklärt auch, daß bei früheren Untersuchungen die Zeit bis zum Eintritt der Zellhautbildung für dieses Objekt bedeutend größer angegeben wird (6—10 Tage)[2]) als sie im günstigsten Falle tatsächlich ist (an jungen Blättern 3 Tage).

Ähnlich verhält sich Tradescantia fluminensis. Von dieser Pflanze wurden nicht zu dünne Längsschnitte aus dem Stengel zur Untersuchung verwendet. Hier findet sich Zellhautbildung im

---

[1]) Klebs l. c. S. 504, 562.

[2]) Klebs l. c. S. 501; Townsend l. c. p. 491.

wesentlichen nur bei den Zellen des Grundgewebes, welches man in seinen inneren Partien wohl auch als Mark bezeichnet. Besonders gut geeignet sind jedoch nur Schnitte aus den ersten noch streckungsfähigen Internodien. In älteren Teilen des Stengels ist Zellhautbildung weniger häufig und hört später so gut wie ganz auf, wenn auch noch hin und wieder sich ein Protoplast mit Zellhaut umkleidet. Immerhin gelingt es noch Zellhautbildung an vereinzelten Zellen aus dem 11.—13. Internodium (vom Sproßgipfel aus gerechnet) in der Nähe der Knoten nachzuweisen. Etwas abweichend verhalten sich die länger gestreckten Raphiden führenden Zellen in der Nähe der Gefäßbündel. Diese Zellen bildeten teilweise noch Membranen, wenn dies durch Abänderung der äußeren Bedingungen bei den übrigen Zellen nicht mehr der Fall ist, so bei den Versuchen über den Einfluß von Äther und der Temperatur.

Bedeutend weniger als die Zellen des Grundgewebes sind die Epidermiszellen von Tradescantia flum. zur Zellhautbildung befähigt. Von diesen pflegen nur vereinzelte Zellen in den jüngeren Internodien sich mit neuer Haut zu umkleiden, ohne daß sich eine besondere Regelmäßigkeit in ihrer Verteilung erkennen ließe.

Auch die Epidermis von Sparganium ramosum besitzt die Eigenschaft Zellhaut zu bilden nur in jungem Zustande, jedenfalls in weit geringerem Maße als die darunter liegenden Parenchymzellen der Blätter.

An Haaren läßt sich keine bestimmte Gesetzmäßigkeit konstatieren. Es zeigen sich weder scharfe Unterschiede zwischen Haaren von verschieden alten Teilen noch zwischen Haaren verschiedener Größe. Im allgemeinen fand ich diejenigen mittlerer Größe am geeignetsten.

Ebenso wie ganz alte Teile der Pflanzen sind auch die allerjüngsten nicht brauchbar. Eine gewisse Entwicklung derselben ist Bedingung, da die geringe Widerstandsfähigkeit ganz junger Zelien zuweilen eine Grenze bedingt. So gingen die Stengelschnitte aus den Sproßgipfeln von Elodea und Tradescantia meist ohne Zellhautbildung zugrunde.

Aus diesen Resultaten geht hervor, daß die Zellhautausbildung vom Alter der Zellen abhängig ist. Am meisten bevorzugt sind die Zonen stärksten Wachstums. Zellen, welche ihr Wachstum eingestellt haben, bilden zum Teil keine neue Zellhaut mehr oder nur in beschränktem Maße und langsamer. Ausnahmen finden sich auch in Geweben, welche ihre definitive Ausbildung erreicht haben. Denn

auch in diesen können sich einzelne Zellen ihre Wachstumsfähigkeit bewahren und dieselbe nach Maßgabe der äußeren Umstände zur Geltung bringen. Während bei niederen Pflanzen diese Unterschiede noch verwischt sind, treten sie um so mehr hervor bei höher stehenden, an denen das Wachstum in der Hauptsache auf die jüngeren Teile beschränkt ist. Dieser Umstand zeigt, daß der durch die Plasmolyse hervorgerufene Reiz zur Entstehung einer neuen Zellhaut nicht allein genügt, sei es nun dahingestellt, ob seine Ursache in der Aufhebung der Berührung von Protoplast und Zellwand oder in einer Änderung der Oberflächenspannung[1]) oder in der Berührung mit dem plasmolysierenden Medium zu suchen ist. Es kommen hierbei vielmehr noch gewisse Eigenschaften in Betracht, welche der Protoplast mit dem Alter einbüßen kann.

Die Jahreszeit ist insofern von geringem Einfluß, als zur Zeit der stärksten Vegetation die Befähigung der Zellhautbildung etwas besser ausgebildet zu sein scheint als gegen Ende derselben und während der Winterruhe, soweit eine solche in Frage kommt. Solche geringe Unterschiede waren an Elodea zu bemerken, welche während des Winters in einem Bassin des Kalthauses aufbewahrt, bei weitem nicht so geeignet war als während des Sommers.

IV. Der Einfluß äußerer Bedingungen auf die Zellhautbildung.

Als Objekt diente in den folgenden Untersuchungen in der Hauptsache Tradescantia fluminensis, da diese auch während des Winters ein brauchbares Material lieferte. Daneben wurden verschiedentlich noch einige andere Pflanzen verwendet.

1. Einfluß der plasmolysierenden Lösung auf die Membranbildung.

In den früheren Arbeiten über die Neubildung einer Zellhaut um den plasmolysierten Protoplasten wurde als plasmolysierende Flüssigkeit gewöhnlich Rohrzuckerlösung verwandt. Außer für diesen Stoff ist der Eintritt desselben Erfolges nur noch für einige andere Zuckerarten bekannt, so für Traubenzucker, Milchzucker

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 1 S. 520.

und außerdem für Mannit.[1]) Einige wenige Versuche zeigten, daß man mit Traubenzucker ungefähr den gleichen Erfolg erzielt als mit Rohrzucker, während Milchzucker weniger geeignet schien. Dagegen ist in anderen Stoffen bisher überhaupt noch keine Zellhautbildung nachgewiesen worden. Es wäre nun nicht ausgeschlossen, daß dieser Vorgang der Ausdruck einer spezifischen Einwirkung obiger Stoffe auf den Protoplasten ist. Zur Orientierung über die Frage, wieweit die plasmolysierende Lösung dabei von Einfluß sei, wurden einige Versuche mit anorganischen und organischen Salzen angestellt. Von vornherein ausgeschlossen sind natürlich solche Stoffe, die schon in geringer noch nicht plasmolytisch wirkenden Konzentration schädigend auf den Protoplasten einwirken. So wirken die Salze der Schwermetalle sehr giftig, ebenso freie Säuren, sowie ätzende und kohlensaure Alkalien, welche leicht in den Protoplasten eindringen und Veränderungen hervorrufen.[2])

Nicht oder nur wenig giftig in geringer Konzentration sind die Nitrate und Chloride von Kalium und Natrium. Anders verhalten sich jedoch diese Salze bei stärkerer plasmolytisch wirkenden Konzentration. In Kaliumnitrat gehen die Versuchsobjekte zum Teil schon nach kurzer Zeit zugrunde. Bei den meisten trat dies schon ein, wenn die Zuckerlösung 1—1, 5 % Kaliumnitrat enthielt. Relativ widerstandsfähig waren Haare von Cucurbita. Zellhautbildung war indes nicht zu beobachten. Ungefähr in derselben Weise, vielleicht nur um ein geringes weniger schädlich wirkte Natriumnitrat. Auch mit Mischungen beider Salze in verschiedenen Verhältnissen war kein Erfolg zu erzielen.

Als bedeutend besser brauchbar erwies sich Chlorkalium. Dieses ist viel weniger schädlich als die beiden vorgenannten Salze. Die Pflanzenteile erhalten sich darin etwas länger lebend. Wenigstens gilt dies für Schnitte von Tradescantia fluminensis, welche in diesem Falle das Versuchsobjekt war. In der Tat ist es infolge dessen auch möglich, Zellhautbildung nachzuweisen. Nach der entsprechenden Zeit, nach welcher an den Kontrollversuchen in Rohrzucker Zellhautbildung zu bemerken war, hatte sich solche auch in Chlorkalium eingestellt. Ein großer Teil der Zellen

---

[1]) Klebs l. c. S. 548.

[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 1 S. 83, Bd. 2 S. 332, 335; s. auch Loew, Ein nat. System der Giftwirkungen 1893.

war allerdings tot, die noch lebenden teils mit, teils ohne Zellhäute, ohne daß außerdem ein sichtlicher Unterschied zwischen den einzelnen Zellen hervortrat. Die Zellhautbildung war nicht so kräftig als in Rohrzucker. Jedoch zeigt der Versuch immerhin, daß dieselbe nicht an die genannten Zuckerlösungen gebunden ist, sondern auch in Salzlösungen stattfinden kann.

Chlornatrium ist ebensowenig geeignet als Salpeter, da die Objekte sehr bald absterben. An Schnitten von Tradescantia waren einzelne Zellen ziemlich lange lebend, blieben jedoch ohne Zellhaut. Daß die Widerstandsfähigkeit der verschiedenen Pflanzen gegen Chlornatrium eine verschiedene ist, lehrten einige wenige Versuche mit einer Salzpflanze. Sproßstücke von Salicornia herbacea, von welcher leider nur wenig Material zu Gebote stand, zeigte in 8 % Chlornatrium noch nach 8 Tagen einige lebende Zellen, allerdings ohne Zellhaut. Wie sich diese Pflanze in Zuckerlösung verhalten würde, konnte leider nicht geprüft werden. Besser geeignet als Landpflanzen werden voraussichtlich Meerespflanzen sein, die schon an eine ziemlich hoch konzentrierte Salzlösung akkommodiert sind. Das Seewasser enthält an Salzen vorwiegend Chlornatrium, so daß beim Plasmolysieren von Meerespflanzen in Chlornatrium ein Wechsel des Mediums wegfällt und nur eine Konzentrationsänderung in Frage kommt. Zu diesen Vermutungen berechtigen die Versuche von Miehe.[1]) Dieser verwandte zum Plasmolysieren einer marinen Cladophora konzentriertes Meereswasser, in welchem die Zellen dieser Alge nach wenigen Tagen reichlich neue Membranen bildeten.

Kaliumnatriumtartarat wirkte ebenfalls derart schädigend ein, daß die untersuchten Objekte schon vor der zur Zellhautbildung nötigen Zeit abstarben. Auch die Hoffnung, daß vielleicht durch Zusatz von anorganischer Nährlösung die giftige Wirkung der Salze aufgehoben und die Lebensfähigkeit der Zellen gesteigert werden könne, verwirklichte sich nicht. Versucht wurden Kaliumnitrat, Natriumnitrat, Chlornatrium und Kaliumnatriumtartarat je mit Zusatz von 1 % Knopscher Nährlösung. Hingegen schien ein Zusatz zum Rohrzucker eine wesentliche Förderung der Zellhautbildung zu bewirken. Dieser Vorteil wird jedoch zunichte gemacht durch die dadurch sich in noch größerem Umfange einstellende Infektion durch Pilze und Bakterien.

[1]) Miehe, Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Berichte der deutschen bot. Gesellschaft 1905 Bd. 23 Heft 7 S. 258.

Glyzerin spielt in bezug auf Begünstigung der Lebenstätigkeiten eine ähnliche Rolle wie Zucker, wenn es nicht in allzu hohen Konzentrationen angewendet wird. Zur Plasmolyse ist es jedoch nicht verwendbar, da es vom Protoplasten aufgenommen und die Plasmolyse nach kurzer Zeit wieder ausgeglichen wird. Diese Eigenschaft hat schon Klebs[1]) in bezug auf Algen beobachtet, während De Vries[2]) weitere Belege dafür brachte. Harnstoff verhält sich ähnlich wie Glyzerin. Blätter von Funaria gleichen die Plasmolyse schon nach einem Tage aus. Dabei nimmt teilweise das Protoplasma eine vakuolige Beschaffenheit an. Auch eigenartige Verschmelzungen von Chlorophyllkörnern konnten verschiedentlich beobachtet werden. Nach einigen Tagen sterben die Zellen ab. Das Verhalten von Harnstoff wurde schon von De Vries[3]) eingehender untersucht, wobei sich herausstellte, daß dieser Stoff in die meisten Pflanzen etwas weniger schnell eindringt als Glyzerin und somit einen Übergang zu den Stoffen bildet, in denen keine merkliche Änderung der Plasmolyse eintritt.

Welches ist nun die Ursache, daß pflanzliche Zellen durch die einzelnen Stoffe so verschieden beeinflußt werden? Eine Schädigung infolge der osmotischen Wirkungen kann allein nicht in Frage kommen, da eine solche ebenso in Zuckerlösung eintreten müßte. Es dürfte wohl kaum zweifelhaft sein, daß der Hauptgrund in einer verschiedenen Giftwirkung der einzelnen Stoffe auf den Protoplasten zu suchen ist. Diese kann sich aber nur äußern, wenn letzterer eine gewisse Permeabilität für solche Stoffe besitzt. Ein solches Eindringen ist durch zahlreiche Forscher teils bewiesen, teils sehr wahrscheinlich gemacht. Es sei gestattet, die hier in Frage kommenden Arbeiten zu erörtern. Vorher sind aber zunächst einige Arbeiten anzuführen, in denen die Aufnahme und Verarbeitung von Stoffen durch die Stärkebildung in entstärkten Objekten dokumentiert wird. Böhm[4]) zeigte dies zuerst für Rohrzucker an verschiedenen Blättern, welche teils auf die Zuckerlösung gelegt wurden, teils in dieselbe eintauchten. Meyer[5]) verfolgte

[1]) Klebs l. c. S. 540.

[2]) De Vries, Über den isotonischen Koeffizient des Glyzerin. Bot. Ztg. 1888 S. 229.

[3]) De Vries, Über die Permeabilität der Protoplaste für Harnstoff. Bot. Ztg. 1889 S. 309.

[4]) Böhm, Über Stärkebildung aus Zucker. Bot. Ztg. 1883 S. 33.

[5]) A. Meyer, Bildung der Stärkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit und Glyzerin. Bot. Ztg. 1886 S. 81.

diese Erscheinung weiter und fand, daß dasselbe auch möglich ist für Dextrose, Lävulose, Galactose und Glyzerin. Hingegen wirken z. B. organische Säuren, apfelsaure und zitronensaure Salze schädlich, so daß Blätter auf Lösungen derselben eher abstarben als auf Wasser. Stärke entsteht dabei nicht. Ungefähr dieselben Erfolge erzielte mit ihm zugleich Laurent[1]) an etiolierten Kartoffelsprossen. Pfeffer[2]) zeigte dann an Blättern von Bryum caespiticium, daß die Aufnahme von Traubenzucker auch durch Plasmolyse nicht verhindert wird.[3])

In Glyzerin wurde durch Klebs[4]) ein Stoff nachgewiesen, welchen Algen sehr leicht und in großen Mengen aufnehmen, so daß eine Plasmolyse in kurzer Zeit ausgeglichen wird. Ungefähr gleichzeitig hatte auch Janse[5]) die Beobachtung gemacht, daß an Meeres- und Süßwasseralgen die Plasmolyse nicht beständig war in Kaliumnitrat, Chlornatrium und Rohrzucker. Durch allmählichen Zusatz einer stärker konzentrierten Lösung konnte die Konzentration des Zellsaftes ganz erheblich gesteigert werden, so daß am Ende des Versuches eine stärkere Lösung zur Plasmolyse nötig war als am Anfang. Hieran schließen sich Versuche von Wieler mit ganzen unverletzten Keimpflanzen,[6]) welche zeigen, daß auch in diesen nach einem Aufenthalte in Zuckerlösung die Konzentration des Zellsaftes gesteigert wird. Plasmolysierte Objekte waren zum Teil schon nach 24 Stunden wieder turgeszent. Auch die Versuche von De Vries[7]) bestätigen eine Aufnahme von Glyzerin und Salzen bei einigen anderen Objekten. Er unterscheidet hier eine „plasmolytische Permeabilität“ (z. B. die des Glyzerin) von einer solchen, infolge der ein Stoff nur in dem Maße eindringt, daß er als Nährstoff oder Gift wirkt, ja selbst nachgewiesen werden kann, ohne jedoch auf die Plasmolyse einen merklichen Einfluß zu haben. Ein instruktives Beispiel hierfür sind die Oberhautzellen

---

[1]) Emile Laurent, Stärkebildung aus Glyzerin. Bot. Ztg. 1886 S. 151.

[2]) Pfeffer, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen a. dem bot. Institut zu Tübingen 1886 II S. 179, 310.

[3]) Weitere Lit. s. auch Pfeffer, Pflanzenphys. I S. 308.

[4]) Klebs l. c. S. 520, 540.

[5]) Janse, Plasmolytische Versuche an Algen. Bot. Zentralblatt 1887 Bd. 32.

[6]) Wieler, Plasmolytische Versuche mit unverletzten Pflanzen. Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. 1887 Bd. 5 S. 375.

[7]) De Vries, Über den isotonischen Koeffizient des Glyzerin. Bot. Ztg. 1888 S. 229.

von Tradescantia discolor, von welchen bei längerer Plasmolyse Kaliumnitrat aufgenommen wird, so daß es nachweisbar ist, aber nicht die Plasmolyse ändert. Nachdem dann in einer weiteren Arbeit von Janse[1]) neue Belege für das Eindringen von Kaliumnitrat, Chlornatrium und Rohrzucker gebracht worden waren, fand De Vries[2]) in Harnstoff einen weiteren Stoff, für welchen das Protoplasma „plasmolytisch permeabel" ist. Er verglich seine Eigenschaften mit denen des Glyzerins und fand, daß die Aufnahmefähigkeit von Glyzerin bei Tradescantia discolor etwa dreimal so groß ist als die von Harnstoff.

Aus allen diesen Arbeiten geht hervor, daß sehr wohl verschiedene Stoffe in den lebenden Protoplasten eindringen und auf denselben einwirken können. Dies ist auch während der Plasmolyse der Fall. Auf die Zellhautbildung an sich ist die plasmolysierende Lösung von keinem direkten Einfluß. Sie ist nur insofern wichtig, als sie vermöge ihrer Eigenschaften die Lebensfähigkeit des Protoplasten erhöht oder herabdrückt und somit allerdings auch die Zellhautbildung beeinflußt. Diese ist ein Vorgang, der aus den ungestörten Lebensfunktionen des plasmolysierten Protoplasten resultiert, soweit bei einem solchen von einem ungestörten Zustand noch die Rede sein kann. Klebs sagt nun[3]): „. . . Aus diesen, wenn auch spärlichen Tatsachen scheint hervorzugehen, daß nur in solchen Substanzen, welche zugleich einen Nährwert besitzen, nach Plasmolyse die Wachstumsvorgänge möglich sind, obwohl besonders bei Lichtkulturen derselbe eigentlich keine große Bedeutung haben kann. Möglicherweise spielen andere noch unbekannte Einwirkungen des äußeren Mediums eine Rolle."

Dies wäre wohl dahin zu erweitern, daß Zellhautbildung nur in solchen Lösungen, welche auf die betreffenden Pflanzen eine nachteilige Wirkung äußern, nicht stattfindet. Es müßte denn Chlorkalium, in welchem ja auch Zellhautbildung eintritt, für Tradescantia fluminensis gerade eine besondere Rolle als Nährstoff spielen. Zellhautbildung würde vielmehr voraussichtlich auch in einer vollkommen indifferenten Lösung vor sich gehen. Auch ist

---

[1]) Janse, Die Permeabilität des Protoplasma. Ref. in bot. Ztg. 1889 S. 239.

[2]) De Vries, Über die Permeabilität der Protoplaste für Harnstoff. Bot. Ztg. 1889 S. 309.

[3]) Klebs l. c. S. 549. Aus dem Zusammenhang geht hervor, daß er hiermit auch die Zellhautbildung einschließt.

wohl anzunehmen, daß Zucker nicht nur durch seine Bedeutung als Nährstoff so günstig wirkt, sondern vor allem auch schon deshalb, weil er keinen schädigenden Einfluß ausübt. Die geringe schädliche Wirkung von Chlornatrium und Chlorkalium ist demgemäß als die Ursache dafür anzusehen, daß in Lösungen dieser Salze teilweise Zellhautbildung stattfindet. Übrigens ist nicht beobachtet worden, daß Objekte, welche in Zucker Zellhaut bilden, nach entsprechender Zeit in anderen Lösungen noch besonders lebenskräftig und ungeschädigt waren, ohne daß Zellhautbildung eingetreten wäre.

Die Stärke der Plasmolyse ist nur insofern von Einfluß, als bei stärkeren Konzentrationen eine größere Anzahl der Zellen zugrunde geht. Immerhin bildeten Elodea und Tradescantia noch bei 25% Rohrzucker gut Zellhäute. Schon ein kurzer Aufenthalt in stark konzentrierter Lösung kann sehr schädigend wirken. Schnitte von Tradescantia wurden zunächst in 15 %, dann allmählich in immer stärkere Lösung bis 35% gebracht, hierin 1 Stunde belassen und dann auf dieselbe Weise wieder zurück in 15% übergeführt. Diese Behandlung genügte, um ein Absterben der Zellen herbeizuführen. Klebs konnte an Zygnema eine Abstufung der Lebenstätigkeiten erzielen, je nachdem er Zuckerlösung in schwächerer oder stärkerer Konzentration anwendete. So trat bis 30% Zellhautbildung ein, darüber hinaus nur noch Stärkebildung und Atmung.[1])

2. Beeinflussung der Zellhautbildung durch Äther.

Der Äther ist ähnlich wie Chloroform als ein ausgezeichnetes Mittel bekannt, mit dessen Hilfe Einblick in physiologische Vorgänge zu gewinnen ist. Da er in kleinen Mengen nur in geringem Maße giftig ist, können durch Abstufungen ganz verschiedene Beeinflussungen erzielt werden, ohne die Zelle stark zu schädigen. Es ist dadurch die Möglichkeit gegeben, unter Umständen einzelne Lebenserscheinungen, welche normal als einheitliche Folgeerscheinung zum Ausdruck kommen, dadurch zu trennen, daß ein Teil derselben sistiert wird, der übrige aber ungestört fortdauert. Die Wirkung des Äthers im allgemeinen ist eine doppelte. Während starke Dosen allmählich eine Verlangsamung und schließlich Sistie-

[1]) Klebs l. c. S. 549.

rung der Lebenserscheinungen bedingen, können geringe Mengen geradezu als auslösender Reiz oder dauernd beschleunigend auf dieselben einwirken. Diese Eigenschaft ist vielen Giften eigen, zu welchen auch der Äther zu zählen ist.[1])

Es war deshalb von Interesse, den Einfluß des Äthers auf die Zellhautbildung zu prüfen. Zu diesem Zwecke wurde auf folgende Weise verfahren. Die Objekte wurden zunächst in reiner Zuckerlösung plasmolysiert und dann in Zuckerlösung von gleicher Konzentration übertragen, welche einen bestimmten Prozentsatz Äther enthielt. Während der Dauer des Versuches befanden sich die Objekte unter einer Glasglocke von ca. 700 ccm Inhalt, welche auf einer geschliffenen Glasplatte durch Glyzerin abgedichtet war. Um unter der Glocke eine konstante Dampfspannung des Äthers zu erzielen, wurde ein Gefäß mit Ätherwasser von demselben Äthergehalt, welchen die Zuckerlösung besaß, mit hineingestellt. Die offenen Uhrschälchen mit den Objekten selbst befanden sich auf einem Drahtgestelle über dem Ätherwasser. Als Versuchspflanze diente Tradescantia fluminensis.

Zunächst wurde mit sehr kleinen Zusätzen von Äther bis höchstens $^1/_4$ % operiert. Der Erfolg zeigte, daß diese von keinerlei Einwirkung auf die Zellhautbildung waren. Weder in bezug auf Zeit noch auf Intensität derselben waren zwischen diesen Versuchen und den Kontrollversuchen auffallende Unterschiede wahrzunehmen. Eine Beschleunigung der Zellhautbildung durch geringe Dosen tritt also nicht ein. Nebenbei bemerkt, waren auch bei geringen Zusätzen von Kaliumnitrat keine Änderungen festzustellen. Bei einem Äthergehalt von $^1/_4$ % machte sich teilweise bereits ein hemmender Einfluß in geringem Grade geltend, der bei $^1/_2$ % und $^3/_4$ % merklicher wurde und bei Steigerung des Äthergehaltes zunahm. Die Zellhautbildung trat mit einer Verzögerung von 1 bis 2 Tagen ein und war weniger stark. Die Zahl der hautbildenden Zellen war im Verhältnis zu den lebenden ohne Zellhaut geringer als unter normalen Verhältnissen und nahm immer mehr ab. Bei 1 % war die Zellhautbildung nur noch sehr spärlich. Eine größere Anzahl von Zellen starb etwas früher ab. In Zuckerlösung mit $1^1/_2$ % Äther war die Schädigung der Protoplasten schon so stark, daß sie ziemlich bald zugrunde gingen, ohne Zellhaut gebildet zu

---

[1]) W. Pfeffer, Über Elektion organischer Nährstoffe. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1895 Bd. 28 S. 203, 238—39 Anm.

haben. Etwas abweichend verhielten sich die langgestreckten Raphiden führenden Zellen in der Nähe der Gefäßbündel. Sie bildeten zum Teil noch bei 1 % Äther kräftige Membranen, während dies bei den übrigen Zellen nicht mehr oder nur schwach der Fall war. Nach der Zellhautbildung starben sie aber auch verhältnismäßig schnell ab. Es sei noch hinzugefügt, daß sich bei den einzelnen Versuchen verschiedentlich kleine Abweichungen von den oben angeführten Zahlenwerten geltend machten, trotzdem die Versuchsanstellung dieselbe war und auch das Material möglichst gleichmäßig ausgewählt wurde.

Aus den Versuchen geht hervor, daß die Zellhautbildung durch geringe Quantitäten von Äther nicht beeinflußt wird. Bei steigenden Mengen von Äther nimmt sie zwar allmählich ab und tritt etwas später ein, wird aber erst bei merklicher Schädigung der Zellen vollständig sistiert. Daß die Schädigung ziemlich rasch eintritt, ist zurückzuführen auf ein Zusammenwirken der Giftigkeit des Äthers mit der durch die Plasmolyse verringerten Widerstandsfähigkeit der Zellen. Da unter Umständen die Einwirkung des Äthers eine verschiedene sein kann, je nachdem dieselbe im Lichte oder bei Abschluß desselben[1]) erfolgt, sei noch erwähnt, daß die Versuche im Licht bei ca. 20 ° C vorgenommen wurden.

3. Der Vorgang der Membranbildung bei verschiedenen Temperaturen.

Wie die Temperatur bei allen Lebensvorgängen von Wichtigkeit ist, so hat sie auch wesentlichen Einfluß auf die Zellhautbildung. Während die bisherigen Versuche bei Zimmertemperatur vorgenommen wurden, soll in folgendem erörtert werden, wie Abänderungen der Temperatur auf die Zellhautbildung nach Plasmolyse einwirken, 1. bei Objekten, welche dieselbe schon unter normalen Verhältnissen zeigen, 2. bei solchen Pflanzen, bei welchen sie nur in geringem Maße oder gar nicht beobachtet wurde. Als Versuchsobjekte wurden herangezogen: Tradescantia fluminensis, Elodea canadensis, verschiedene Prothallien, Vallisneria spiralis und Lemna minor.

---

[1]) Josing, Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1901 Bd. 36 S. 197, 201.

Im allgemeinen zeigt sich zunächst, daß bei niederen Temperaturgraden die Beobachtung größerer Differenzen leichter möglich ist als bei sehr hohen. Ist schon an unverletzten Pflanzen in hohen Temperaturen das Verhältnis zwischen Produktion und Stoffverbrauch ein ungünstiges, so ist dies um so mehr der Fall, wenn noch ungünstige Bedingungen hinzutreten.[1]) So summieren sich bei Pflanzenteilen in plasmolysiertem Zustande verschiedene Umstände, welche die Lebensfähigkeit der Zellen rasch abnehmen lassen. Zu der Schädigung durch die Plasmolyse kommt in erster Linie die gesteigerte Atmung, welche konstant zunimmt. Den durch Plasmolyse isolierten Protoplasten ist es aber nicht möglich, den dafür nötigen Ersatz an Nährstoffen in genügendem Maße zu beschaffen. Denn abgesehen von der Möglichkeit der Kohlensäureassimilation, die aber bei chlorophyllarmen Zellen auch nicht wesentlich in Betracht kommt, könnten Nährstoffe nur aus der umgebenden Zuckerlösung bezogen werden. Ferner ist die Entwicklung von zerstörenden Organismen sehr begünstigt. Alle diese Umstände arbeiten auf eine verminderte Resistenz der Zelle hin. Andrerseits wird die Lebensdauer bei niedrigen Temperaturgraden außerordentlich verlängert. So sind beispielsweise für Tradescantia die ungefähren Werte für die Lebensdauer 2—3 Tage bei 30° und 25 Tage und länger bei 3—4°. Im Durchschnitt waren die für die Zellhautbildung weniger geeigneten älteren Zellen von etwas größerer Widerstandsfähigkeit gegen hohe Temperaturen. Im allgemeinen geht der Erhöhung der Temperatur eine Beschleunigung, der Erniedrigung eine Verzögerung in der Zellhautbildung parallel. So trat dieselbe bei 7° an Tradescantia 2—3 Tage später ein als bei 20°. Bei noch tieferen Temperaturen nimmt dann die Verzögerung schnell zu, so daß bei 3—4° an Tradescantia die ersten Anfänge von Membranbildung erst nach 20 Tagen zu beobachten waren. Dieselbe war auch nach 25 Tagen noch sehr vereinzelt und schwach, während die Zellen mit wenig Ausnahmen noch lebend waren. Ebenso zeigte sich an Blättern von Elodea bei 3—4° noch nach 12 Tagen keine neue Zellhaut, war hingegen an Prothallien von Aspidium filix mas schon nach 11 Tagen vorhanden. Eine Erhöhung der Temperatur beeinflußt die Zellhautbildung derart, daß die dazu nötige Zeit etwas geringer, aber die Zellhautbildung sichtlich kräftiger ist. Dies zeigten Versuche mit Tradescantia, Elodea und

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II S. 292.

Prothallien bei 31°. Die Werte für die bei den verschiedenen Temperaturen zur Zellhautbildung nötigen Zeit sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Tabelle II.

Objekt	3—4°	7°	ca. 20°	31°	33,5°
Elodea . .	über 12 Tage	6 Tage	3—4 Tage	2—3 Tage	2—3 Tage
Tradescantia	20 „	7 „	3—4 „	3 „	—
Asp. filix mas	11 „		3 „	2—3 „	
Vallisneria .	—	—	—	5 Tage	
Lemna . .	—	—	—	4 „	

Bestimmte obere Temperaturgrenzen für den Eintritt der Neubildung einer Membran lassen sich schwer feststellen. Diese nimmt bei Erhöhung der Temperatur zu, sofern bis zum Eintritt der Zellhautbildung keine Schädigung sich geltend macht. Es gelang nicht bestimmte Grenzen festzustellen, über die hinaus bei einer weiteren Temperaturerhöhung eine Abnahme der Zellhautbildung eingetreten wäre. Faktisch wurde bei Tradescantia bei Steigerung der Temperatur über 31° Zellhautbildung nicht mehr beobachtet, abgesehen von vereinzelten Zellen, besonders den Raphidenzellen, welche noch bei 33,5° neue Zellhäute bildeten. Auch an Blättern von Elodea trat bei dieser Temperatur noch an einem großen Teil der Zellen eine Membranbildung ein.

Da sich somit höhere Temperatur ganz entschieden für die Zellhautbildung förderlich erwies, lag der Gedanke nahe, daß dieselbe durch Temperaturerhöhung auch bei solchen Pflanzen erreicht werden könnte, an welchen sie noch nicht nachgewiesen werden konnte. Diese Vermutung bestätigte sich denn auch. So bei Vallisneria spiralis, welche sowohl wegen ihrer großen Lebensfähigkeit in plasmolysiertem Zustande ein sehr günstiges Objekt ist, als auch in größeren Stücken leicht beobachtet werden kann. Während an jungen Blattteilen dieser Pflanze bei gewöhnlicher Zimmertemperatur keine Zellhautbildung stattfand, konnte dieselbe bei Temperaturen von 23—31° erzielt werden. Die Hautbildung trat jedoch mit großer Unregelmäßigkeit ein. Gewöhnlich fanden sich an demselben Blattstücke eine kleine Zahl umhäuteter Protoplasten neben einer größeren Zahl solcher Zellen,

die ohne Zellhautbildung zugrunde gegangen waren. Bei verschiedenen Wiederholungen des Versuches war der Erfolg nicht immer derselbe, obgleich auf möglichste Gleichartigkeit der Versuchsbedingungen geachtet wurde. Die Ursache dieses abweichenden Verhaltens konnte nicht näher ergründet werden. In ähnlicher Weise trat auch an Schnitten von Lemna minor bei höherer Temperatur Zellhautbildung ein, aber nur an sehr vereinzelten Zellen. Andere Pflanzen wurden nicht weiter daraufhin untersucht. Jedoch ist anzunehmen, daß sich unter diesen gewiß noch mehr finden werden, welche dasselbe Verhalten zeigen und so eine Übergangsstufe bilden zwischen solchen Zellen, welche schon bei gewöhnlicher Temperatur leicht Zellhäute bilden und anderen, die unter den bisherigen Versuchsbedingungen nicht dazu angeregt werden konnten.

Nun sollte man annehmen, daß dieser vorteilhafte Einfluß der Temperatur auch gelte für solche Zellen, welche diese Fähigkeit unter normalen Verhältnissen infolge ihres Alters zum größten Teil oder ganz eingebüßt haben. Dies ist aber nicht der Fall. Solche ältere Zellen zeigen zwar, wie schon erwähnt, eine etwas größere Widerstandsfähigkeit gegen hohe Temperaturen als die entsprechenden jüngeren, aber trotzdem keine vermehrte Neigung zur Zellhautbildung. An Schnitten von Tradescantia, welche dem 12.—15. Internodium entnommen wurden, waren bei 31° noch nach 7 Tagen verschiedene Zellen lebend, ohne daß jedoch Membranbildung eingetreten wäre. Die Abhängigkeit derselben vom Alter der Zelle macht sich also auch unter diesen Verhältnissen geltend.

4. Die Bedeutung des Lichtes für die Zellhautbildung.

Die Abhängigkeit der Zellhautbildung vom Lichte ist neben anderen Vorgängen wie Stärkebildung uud Wachstum von Klebs in eingehender Weise an verschiedenen Algen untersucht worden. Dabei stellte sich heraus, daß sich die einzelnen Objekte nicht gleichartig verhielten. Beim größten Teil der in Zuckerlösung plasmolysierten Algen ging Zellhautbildung im Dunkeln ebenso vor sich als im Lichte. Abweichend war das Verhalten von Zygnema, sowie von Mesocarpus- und Spirogyraarten. Diese zeigten inbezug auf Zellhautbildung eine verschiedene Abhängigkeit von der Assimilation.[1]) Wurde jedoch der Zuckerlösung eine geringe Quantität

[1]) Klebs l. c. S. 541—542.

Eisenweinstein (0,05—0,1%) zugefügt, so trat auch in den Dunkelkulturen Zellhautbildung auf.[1]) Da diese weder in Zucker noch in Eisenweinstein allein eintritt, so kann die Ursache nur in einem eigenartigen Zusammenwirken von Zucker und Eisenweinstein zu suchen sein. Diese interessante Tatsache findet vielleicht darin ihre Erklärung, daß letzterer Stoff die Permeabilität des Protoplasten für Zucker steigert und so die Zellhautbildung fördert. Wie schon erwähnt, ist diese Abhängigkeit vom Lichte eine Eigentümlichkeit obengenannter Algen. Andere zeigen sie nicht, selbst nicht einmal alle Zygnemaarten. So bildete eine Form, welche Klebs als Zygnema D bezeichnet, in Zuckerlösung auch im Dunkeln Zellhaut. Alle übrigen benützten Objekte verhielten sich ebenso. Klebs sagt: „In den Zuckerlösungen dagegen sind überhaupt sämtliche nach Plasmolyse noch eintretenden Lebensprozesse, wie Stärke- und Zellhautbildung, Wachstum und Teilung vom Lichte anscheinend durchaus notwendig bedingt.“[2]) Dieser Satz gilt zunächst nur für Zygnema. Es fragt sich nun, ob er nur auf die erwähnten Fälle beschränkt ist, oder ob vielleicht an anderen Pflanzen ähnliche Verhältnisse bestehen. Es wurden deshalb in dieser Richtung mehrfach Versuche angestellt. Zur Untersuchung gelangten Tradescantia, Sparganium ramosum, Haare von Cucurbita, Blätter von Elodea, Funaria, verschiedene Prothallien (Gymnogramme, Aspidium filix mas). Der Erfolg war immer derselbe und zeigte, daß bei allen die Zellhautbildung im Dunkeln ebenso vor sich ging als im Lichte. Hin und wieder war höchstens eine kleine Verzögerung bemerkbar; diese Unterschiede waren aber so gering, daß sie sehr wohl auf Rechnung individueller Eigentümlichkeiten gesetzt werden können. Demnach ist wohl anzunehmen, daß die Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten in der Hauptsache von Licht nicht direkt beeinflußt wird. Übrigens wurden von Klebs auch bei Zygnema Ausnahmen beobachtet,[3]) in denen einzelne Protoplasten in reiner Zuckerlösung auch bei Ausschluß des Lichtes eine neue Membran bildeten. Weitere Fälle, wie sie das Verhalten von Zygnema bietet, konnten nicht nachgewiesen werden, sind aber durchaus nicht ausgeschlossen. Sie werden jedoch immer als Ausnahmen zu gelten haben, bei welchen möglicherweise besondere vom Licht abhängige Vorgänge im Stoffwechsel eine Rolle spielen.

[1]) Klebs l. c. S. 544—545.
[2]) Klebs l. c. S. 541.
[3]) Klebs l. c. S. 541.

5. Die Wirkung verschiedener Sauerstoffpressung auf die Bildung der Zellmembran.

Es ist bekannt, daß der Sauerstoff für die meisten pflanzlichen Organismen eine der wichtigsten und unerläßlichen Bedingungen für jede Lebenstätigkeit ist. Die Anforderungen an die Sauerstoffpressung sind jedoch sehr verschieden nicht nur für die einzelnen Pflanzen, sondern auch für die einzelnen Partialfunktionen derselben. Die Kardinalpunkte für dieselben liegen oft ziemlich weit auseinander. Zur Prüfung der Frage, inwiefern eine verminderte Sauerstoffpressung auf die Zellhautbildung von Einfluß sei, wurden die Versuche auf folgende Weise angestellt. Die Objekte befanden sich unter einer Glasglocke, die mit Fett auf einer geschliffenen Glasplatte abgedichtet war. Die erwünschte Abänderung der Sauerstoffpressung wurde erzielt durch Verdünnung der Luft mittels einer Wasserstrahlpumpe. Um den Abschluß vollkommen zu gestalten, wurde die Glasglocke in eine Schale mit Wasser gestellt Der Inhalt der Glocke betrug ca. 700 ccm. Sie stand durch einen doppeltdurchbohrten Stopfen einerseits mit der Luftpumpe, andererseits mit einem Quecksilbermanometer in Verbindung. Letzteres gestattete eine ständige Kontrolle des in der Glasglocke herrschenden Druckes während der ganzen Dauer des Versuches. Durch eine Wasserschicht auf dem Quecksilber im Manometer war der schädigenden Wirkung der Quecksilberdämpfe vorgebeugt. Die plasmolysierende Zuckerlösung mit den Objekten befand sich nicht in Uhrschälchen, sondern in Pulvergläschen, um eine möglichst geringe Verdunstungsfläche zu bieten. Die Versuche wurden im Lichte vorgenommen. Versuchsobjekte waren Tradescantia, Elodea und zum Teil Prothallien von Aspidium filix mas, Balantium antarcticum, Gymnogramme.

Eine nur geringe Verdünnung der Luft hatte keinen Einfluß auf die Zellhautbildung. Bei 250 mm Druck zeigten sich noch an keinem Objekte Abweichungen gegenüber den Kontrollversuchen. Erst bei 80 mm traten solche Unterschiede merklich hervor an Tradescantia. Die gebildeten Zellhäute waren nicht so kräftig als unter normalen Verhältnissen. Auch war die Zahl der Zellhaut bildenden Zellen eine etwas geringere. Die bis zum Eintritt der Membranbildung notwendige Zeit war dieselbe. Elodea und Prothallien zeigten auch bei diesem Drucke noch keine Beeinflussung. Eine weitere Herabsetzung des Druckes auf 35 mm zeigte die Ab-

hängigkeit der Zellhautbildung etwas deutlicher. Nicht nur nahm die Zahl der Zellhaut bildenden Zellen, sowie die Stärke der Membranen bei Tradescantia etwas mehr ab, sondern dies trat jezt auch merklich an Elodea und Prothallien ein. Bei 25 mm war die Zellhautbildung nur noch schwach, besonders an Tradescantia. An Elodea war dieselbe noch bei 15 mm zu konstatieren, bei Tradescantia aber nicht mehr. Die untere Grenze für diese liegt demnach zwischen 25 mm und 15 mm, vermutlich näher dem letzteren Werte. Dies ist auch im wesentlichen die untere Grenze, bei welcher Zellen von Tradescantia in plasmolysiertem Zustand überhaupt noch längere Zeit lebensfähig bleiben. Für Elodea liegt diese Grenze tiefer, da ein großer Teil der Zellen bei 15 mm noch nach mehreren Tagen lebendig war. Immerhin geht aus den Versuchen hervor, daß die Fähigkeit der Zellhautbildung bei starker Verminderung der Sauerstoffpressung abnimmt, jedoch erst sistiert wird, wenn durch die verminderte Zufuhr von Sauerstoff auch die Lebensdauer erheblich abgekürzt wird. Diese Grenze tritt früher ein, als die Sistierung der Zuwachsbewegung. Denn Wieler[1]) konnte noch bei minimalen Sauerstoffmengen, mindestens noch bei einem Druck von einigen Millimetern Quecksilber, an verschiedenen Keimpflanzen Wachstum nachweisen. Die bis zum Eintritt der Zellhautbildung nötige Zeit ändert sich bei Verringerung der Sauerstoffpressung nur sehr wenig.

An dieser Stelle sei nochmals auf Abschn. 1 verwiesen. Hier hatte sich ergeben, daß die Zellen der unter dem Rezipienten der Luftpumpe mit Zuckerlösung injizierten Stengelstücke von Tradescantia keine neue Zellhaut zu bilden vermochten. Dieses Verhalten dürfte sich recht gut mit den bei geringer Sauerstoffpressung gemachten Erfahrungen in Einklang bringen lassen, also auf einen Sauerstoffmangel zurückzuführen sein.

V. Allgemeine Beobachtungen.

I. Anlage und Qualität der neugebildeten Zellhaut.

Im allgemeinen erfolgt die Neubildung der Zellhaut überall da, wo der Protoplast sich von der ursprünglichen Membran los-

[1]) Wieler, Die Beeinflussung des Wachstums durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs. Untersuch. aus dem bot. Inst. zu Tübingen Bd. 1 S. 189, S. 202.

gelöst hat. War die Plasmolyse sehr stark, so umkleidet die Zellhaut gewöhnlich den ganzen Protoplasten. Bei geringer Kontraktion desselben, bei welcher die Ablösung gewöhnlich nur an einer Ecke oder einer Seite stattfindet, legt sich die Zellhaut auch nur hier als Kappe an, deren Ränder dort allmählich in die alte Zellwand übergehen, wo der Protoplast dieselbe noch berührt. Allerdings scheint die geringste Abhebung zu genügen. Denn es konnten verschiedene Fälle beobachtet werden, in welchen auch bei ziemlich schwacher Plasmolyse sich die Ränder der Zellhautkappe sehr weit entlang der ursprünglichen Zellwand verfolgen ließen. Bei etwas stärkerer Plasmolyse, bei welcher aber der Protoplast anscheinend noch zum großen Teil in Berührung mit der Zellwand blieb, erfolgte auch öfters die Neubildung der Membran rings um den ganzen Protoplasten. Dies ist wohl darauf zurückzuführen, daß in diesem Falle ursprünglich eine Ablösung durch die Plasmolyse bestand, und daß dann erst nachträglich der Protoplast infolge der nach einiger Zeit eintretenden Abrundung sich dort wieder anlegte.

Zur Erleichterung der Beobachtung wurde Quellung mit verdünnter Schwefelsäure angewendet. Hierbei trat in einigen Fällen eine Braunfärbung der neugebildeten Zellhaut ein, wie sie öfters auch stattfand, wenn die Objekte nach Eintritt der Zellhautbildung noch lange in Zuckerlösung gehalten wurden. Es wurde zwar auch versucht, vor der Plasmolyse in die alte Zellwand Farbstoffe einzulagern, wie z. B. Berliner Blau nach der von Noll angegebenen Weise,[1]) um nach der Plasmolyse die Ansatzstelle der neugebildeten farblosen Membran besser erkennen zu können, jedoch ohne Erfolg. Die Einlagerung des Farbstoffes gelang nicht in zufriedenstellender Weise, und die Zellen wurden dabei zu sehr geschädigt. Die neugebildete Zellhaut stellte abgesehen von den Algen an allen untersuchten Objekten ein scharf umgrenztes, homogenes, oft stark Licht brechendes Häutchen von annähernd gleichmäßiger Dicke dar. Nie zeigte sie die gequollene und geschichtete Beschaffenheit, welche bei manchen Algen die nach Plasmolyse auftretende Zellhaut besitzt.[2]) Diese ist hier auch manchmal unregelmäßig verdickt. Zudem zeigt sich nicht selten an einzelnen

---

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II S. 37; Noll, Experimentelle Unters. über das Wachstum d. Zellmembran 1887.

[2]) Klebs l. c. S. 501, 516, 531.

Stellen des Protoplasten besonders starke Zellhautbildung, während andere Teile seiner Oberfläche noch frei sind.

Etwas ähnliches war bei den höheren Pflanzen nicht zu beobachten. Die neugebildete Zellwand war im Gegenteil von Anfang an als zusammenhängendes Häutchen nachweisbar. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß durch die in dieser Arbeit durchweg angewandte Methode des Nachweises mittels erneuter Plasmolyse die ersten Anfänge der Zellhaut der Beobachtung dadurch entgingen, daß sie dem Protoplasten fest anhafteten und bei der Kontraktion desselben sich mit einfalteten. Dies ist jedoch wenig wahrscheinlich, da sich selbst äußerst dünne Zellhäute auf die besagte Art nachweisen ließen. Die neugebildeten Zellhäute zeigten mit Chlorzinkjod die Zellulosereaktion und färbten sich mit Kongorot intensiv rot. In einigen Fällen wurde auch Kupferoxydammoniak angewendet, in welchem sie sich lösten.

Die bis zum Eintritt der Zellhautbildung notwendige Zeit ist bei den einzelnen Pflanzen verschieden. Sehr schnell trat Zellhautbildung ein, z. B. an Prothallien, Protonemen, Elodea, Tradescantia. In diesen Fällen genügten schon bei Zimmertemperatur meist ca. 3 Tage. Etwas längere Zeit brauchten Haare, die Blätter von Moosen u. a. Erst sehr spät trat beispielsweise Zellhautbildung ein an Zellen aus den Niederblättern von Hydrocharis Morsus ranae, nachdem schon ein großer Teil ohne Membranbildung abgestorben war. Auch individuelle Unterschiede machten sich öfters geltend, sowohl zwischen gleichen Zellen desselben Objektes als auch anscheinend gleichem Material von verschiedenen Individuen. Diesem wurde einigermaßen dadurch begegnet, daß gleichartiges Material von verschiedenen Individuen gemischt und dann auf die einzelnen Versuche verteilt wurde. Ferner sind die verschieden weit fortgeschrittene Ausbildung der Zellen sowie die Jahreszeit von geringem Einfluß, wie schon an anderer Stelle erwähnt wurde. Bedeutend größer sind die Unterschiede, wie sie durch Abänderung äußerer Bedingungen sich ergaben. Im allgemeinen ist die Zeit um so kürzer, je intensiver die Lebenstätigkeiten der Zellen und somit auch die Membranbildung vor sich gehen. Bei starker Reduktion der Lebenstätigkeit tritt auch Zellhautbildung nur spärlich und erst sehr spät ein, z. B. infolge niederer Temperatur. Kommt jedoch die Zelle unter ungünstige Bedingungen, ohne daß dabei zugleich die Atmung eingeschränkt wird, so wird zwar auch die Zellhautbildung immer schwächer, erfolgt aber ungefähr in derselben Zeit.

Die Dicke der Zellhaut ist natürlich in erster Linie von den für sie mehr oder weniger vorteilhaften äußeren Bedingungen abhängig. Aber auch unter günstigen Verhältnissen ist sie meist eine beschränkte und wird in der Hauptsache schon nach verhältnismäßig kurzer Zeit erreicht, um dann fernerhin nur noch wenig zuzunehmen. Anders verhalten sich in dieser Beziehung viele Algen, bei welchen sehr oft die Zellhaut längere Zeit zunimmt, während der Protoplast in demselben Maße sich verkleinert. Auf diese Weise kann schließlich die Zellhautmasse einen großen Teil des ursprünglich vom Protoplasten eingenommenen Raumes erfüllen.[1]) Es liegt dies nicht nur daran, daß bei höheren Pflanzen die Zellen zeitiger absterben. Auch Objekte, deren Zellen nach Eintritt der Zellhautbildung noch lange Zeit, bis zu einigen Wochen, lebend bleiben und durchaus einen gesunden Eindruck machen, wie bei Elodea, Moosen, hört das Dickenwachstum der Zellhaut nach einer gewissen Zeit auf oder geht doch nur noch in sehr beschränktem Maße vor sich. Eine nicht seltene Erscheinung ist es hingegen, daß sich der Protoplast nach Bildung einer dünnen Zellhaut ohne sichtbare Ursachen von neuem stärker kontrahiert und eine zweite Zellhaut bildet, die von der ersten durch einen Zwischenraum getrennt ist. Dieses kann sich mehrmals wiederholen und beruht nicht auf einer Konzentrationsänderung der plasmolysierenden Flüssigkeit, da die in Frage kommenden Zellen vereinzelt zwischen anderen vorkommen. Dies konnte beobachtet werden an Zellen von verschiedenen Prothallien, Sparganium ramosum und Funaria hygrometrica. Die einzelnen Membranen waren meist von geringerer Stärke, als in solchen Fällen, in welchen nur eine einzige gebildet wurde.

Auf die Abhängigkeit der Zellhautbildung vom Kern braucht nur hingedeutet zu werden, da diese in genügender Weise durch die Untersuchungen von Townsend[2]) erwiesen wurde. Es sei nur der Umstand herausgegriffen, daß die zwischen den einzelnen Teilstücken des Protoplasten bestehenden plasmatischen Verbindungsfäden durch die neugebildeten Zellhäute nicht unterbrochen werden. Dies wird veranschaulicht durch Fälle, in denen ein kernloses Plasmastück in Verbindung mit einem kernhaltigen sich mit einer neuen

---

[1]) Klebs l. c. S. 502.

[2]) Townsend, Der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Jahrbücher f. wissensch. Bot. 1897 Bd. 30 S. 484.

Membran umgab und dies bei erneuter Kontraktion wiederholte.[1]) Dies konnte nur möglich sein, wenn die plasmatische Verbindung auch die zuerst gebildete Zellhaut durchsetzte.

2. Lebensdauer und Lebenstätigkeit in den plasmolysierten Zellen.

Die Lebensdauer plasmolysierter Zellen ist verglichen mit unverletzten Pflanzenzellen in den meisten Fällen eine verhältnismäßig kurze, da die Plasmolyse im allgemeinen die Lebensfunktionen herabsetzt. Die noch eintretende Zellhautbildung hängt in engster Weise mit der Lebenstätigkeit zusammen. Je intensiver die letztere ist, um so lebhafter geht im großen und ganzen die Bildung der Zellhaut vor sich. Sie wird ebenso durch beeinflussende Außenfaktoren in entsprechender Weise verändert. Es zeigt sich überhaupt eine große Ähnlichkeit mit den Gesetzen, welchen die Zuwachsbewegung unterworfen ist. Aus obigen Gründen ist deshalb auch im allgemeinen die Lebensdauer derjenigen Zellen größer, welche sich von neuem umhäutet haben, gegenüber solchen gleicher Art, welche infolge geringerer Lebenstätigkeit nicht mehr dazu fähig sind. In dieser Hinsicht sind wahrscheinlich auch die älteren Zellen im Nachteil, da diese ihr Wachstum zum größten Teil eingestellt haben. Doch auch unter den jüngeren sich schnell mit neuer Zellhaut umgebenden Zellen gibt es nicht wenige Fälle, in denen kurz nach der Membranbildung Absterben erfolgt. Aus welchen Gründen dies geschieht, ist unbekannt. Andererseits erweisen zahlreiche Beispiele die Möglichkeit, plasmolysierte Zellen nach der Zellhautbildung noch sehr lange am Leben zu erhalten. Es sind dies besonders sehr chlorophyllreiche Zellen, so. z. B. von Elodea und Moosen, besonders aber viele Algen, welche selbst bis zu einem Jahre lebend erhalten werden konnten.[2]) Einen wesentlichen Anteil hat hierbei entschieden die Kohlensäureassimilation, welche in Zuckerlösung auch nach Plasmolyse noch stattfindet. Überhaupt werden wohl auch nach der Entstehung der neuen Membran im allgemeinen noch sämtliche Lebensvorgänge stattfinden welche nach Plasmolyse in der Zelle überhaupt noch möglich sind. Auch lebhafte Protoplasmaströmung konnte in Zellen von Elodea beobachtet werden, die schon eine kräftige Membran gebildet hatten.

---

[1]) Townsend l. c. S. 505.
[2]) Klebs l. c. S. 533.

Allerdings war nicht zu entscheiden, ob diese schon von Anfang an und während der Zellhautbildung bestand oder erst nachträglich eingetreten war. Fernerhin geht aus Versuchen mit Vaucheria hervor, daß Plasmaballen, welche nach gewisser Zeit abstarben, auch kein Weiterwachsen zeigten. Wo ein solches eintritt, ist auch kein Grund für ein Absterben vorhanden.

3. Wachstumserscheinungen während der Plasmolyse und nach dem Zurückführen in normale Bedingungen.

Ein Wachstum der plasmolysierten Protoplasten während der Plasmolyse wurde von Klebs für Algen, insbesondere für Zygnema festgestellt, und zwar konnte dies schon eintreten, bevor eine neue Zellhaut gebildet worden war.[1]) Dies äußerte sich zunächst in einer Streckung und in spiraligen Gestaltsveränderungen der Protoplasten, die sich dann immer mehr innerhalb der alten Zellhaut ausdehnten und dieselbe unter Umständen sprengten. Dies tritt aber nicht an allen Algen ein. An den Zellen höherer Pflanzen wurde in diesen Untersuchungen in keinem Falle eine Andeutung von Wachstum beobachtet, weder vor Eintritt der Zellhautbildung noch nach demselben. Ebensowenig waren Teilungsvorgänge wahrzunehmen, die schon etwas häufiger an Algen vorkommen. Soweit also aus den bis jetzt gemachten Beobachtungen zu schließen ist, finden Wachstum und Teilung während der Plasmolyse bei höheren Pflanzen nicht mehr statt, obwohl auch hier Ausnahmen nicht direkt auszuschließen sind. Im großen und ganzen wird sich die Bedeutung dieses Vorganges nur auf eine gewisse Anzahl von Algen erstrecken. Aber auch bei diesen hört in Zuckerlösungen das Wachstum dann bald auf. Werden sie jedoch, nachdem sich die einzelnen Protoplasten mit Zellhaut umgeben haben, durch allmähliches Verdünnen der Zuckerlösung in Wasser übergeführt, so tritt lebhaftes Wachstum ein.[2]) Die einzelnen Zellen durchbrechen die alte Zellwand und wachsen zu neuen Fäden aus. Ebenso wurde von Miehe[3]) an plasmolysierten Meeresalgen nach Zurückführen in Wasser von normalem Salzgehalt ein Auswachsen der einzelnen Zellen zu neuen Fäden und Rhizoiden beobachtet. Dabei ließ sich eine gewisse Polarität der Zellen nachweisen.

---

[1]) Klebs l. c. S. 526, 528.
[2]) Klebs l. c. S. 521, 522, 533.
[3]) Miehe l. c. S. 259.

Es wurde nun im folgenden versucht, auch an anderen Pflanzen eine Weiterentwicklung der plasmolysierten Zellen nach erfolgter Neubildung der Zellhaut zu erzielen. Es wäre auf diese Weise eine Möglichkeit gegeben, aus Geweben einzelne Zellen zu isolieren und aus ihnen gegebenenfalls größere Teile der Pflanze zu erziehen. Auch ist nicht ausgeschlossen, daß in manchen Fällen die embryonale Eigenschaft gewisser Zellen deshalb nicht als Reproduktion zum Ausdruck kommt, weil die Zellhaut Veränderungen erlitten hat,[1]) welche ein Auswachsen verhindern. Leider besitzen aber die Zellen der meisten höheren Pflanzen nach Plasmolyse eine nur kurze Lebensdauer, so daß ein Erfolg nicht zu erwarten ist. Die günstigsten Objekte sind die Moose. Bei diesen kommt in erster Linie die Fähigkeit in Frage, sich durch Auswachsen einzelner Zellen zu Protonema zu vermehren. Es fragt sich nun, ob dies auch der Fall ist, nachdem sich die einzelnen Zellen wärend der Plasmolyse mit einer neuen Membran umgeben haben. Denn dadurch sind doch verschiedene Änderungen mit der Zelle vorgegangen, vor allem eine Verringerung des Volumens. Es wurden mehrere Versuche angestellt mit Funaria und einem Bryum. Verwendet wurden möglichst junge Blätter, da diese am regelmäßigsten Zellhäute bilden. Die Blätter dieser Moose wurden plasmolysiert und nach erfolgter Zellhautbildung allmählich in verdünntere Zuckerlösung übergeführt. Dann kamen sie in 0,3% Nährlösung, wie sie Correns[2]) bei seinen Reproduktionsversuchen an Moosen für vorteilhaft fand. Der größere Teil der so behandelten Objekte ging einige Tage nach der Übertragung zugrunde. Ein geringerer Teil, besonders von Funaria, blieb noch 2—3 Wochen lebendig, starb aber dann auch ab, ohne die gewünschte Tätigkeit zu zeigen. Es muß jedoch erwähnt werden, daß diese Versuche keinen Anspruch auf Sicherheit machen können. Es ergaben sich nämlich gerade in diesem Falle so große Unregelmäßigkeiten im Material, daß möglicherweise ein Teil des Mißerfolges auf ungeeignetes Material zurückzuführen ist.

Auch mit Protonema wurden Versuche angestellt. Die Beobachtung erfolgte im hängenden Tropfen. Die Zellwände verdickten sich nach und nach etwas stärker und nahmen zum Teil

---

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II S. 205—206.

[2]) Correns, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. 1899.

eine braune Färbung an. Innerhalb von 14 Tagen waren jedoch auch hier die Zellen abgestorben. Nach diesen Tatsachen wäre anzunehmen, daß bei höheren Pflanzen durch die Plasmolyse jedes Wachstum unterdrückt wird. Die Neubildung einer Zellhaut wäre als die letzte Wachstumserscheinung aufzufassen, welche der lebenstätige Protoplast nach der Plasmolyse noch zeigt. Es ergibt sich somit eine kontinuierliche Reihe von Abstufungen in den Wachstumsvorgängen nach Plasmolyse von denjenigen Pflanzen an, welche noch lebhaft wachsen, bis zu solchen, denen selbst die Bildung einer neuen Membran unmöglich ist. Obwohl im großen und ganzen im Entwicklungsgange des Pflanzenreiches nach oben hin eine Abnahme zutage tritt, entspricht doch nicht immer das Verhalten der einzelnen Pflanzen der niederen oder höheren Stellung, welche sie einnehmen.

VI. Zusammenfassung.

Die Hauptergebnisse lassen sich kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Die Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten ist im Pflanzenreich ziemlich weit verbreitet. Sie ist am häufigsten bei niederen Pflanzen und nimmt bei höher differenzierten Pflanzen etwas ab, ist aber selbst bei hoch stehenden Organismen noch möglich. Im besonderen ist diese Erscheinung auch unter den Dikotylen noch mannigfach zu finden. Sie ist keine Eigentümlichkeit bestimmter Familien, sondern erstreckt sich auf beliebige Pflanzen, welche infolge ihrer Widerstandsfähigkeit gegen plasmolytische Einflüsse besonders geeignet sind (z. B. viele Wasserpflanzen). Die Zahl derjenigen Pflanzen, welche trotz dieser Eigenschaften doch keine Zellhautbildung zeigten, ist verhältnismäßig gering.

Zur Zellhautbildung sind sehr verschiedene Zellgewebe geeignet, jedoch nicht bei allen Pflanzen in demselben Grade. Die Membranbildung geht am lebhaftesten vor sich an Zellen von jungen, noch wachstumsfähigen Pflanzenteilen; ältere zeigen sie nicht mehr oder nur in geringem Maße. Diese Abhängigkeit von Alter und Entwicklung der Zellen ist verschieden stark ausgeprägt. Sie tritt besonders bei höher stehenden Pflanzen hervor, bei welchen das Wachstum im allgemeinen auf die jüngeren Teile beschränkt ist.

Die Jahreszeit hat einen geringen Einfluß insofern, als zur Zeit der Ruhe die Fähigkeit der Zellhautbildung etwas geringer ist.

Der Einfluß des plasmolysierenden Mediums ist ein verschiedener, je nachdem dasselbe die Lebensfähigkeit des Protoplasten erhöht oder herabsetzt. Günstig wirken ein die Zuckerarten, hemmend durch ihren schädigenden Einfluß die meisten Salze. Jedoch ist auch in einigen derselben noch Zellhautbildung möglich, so in Chlorkalium (Tradescantia) und Chlornatrium (Meeresalgen).

Zellhautbildung wurde bisher nachgewiesen in Rohrzucker, Traubenzucker, Milchzucker, Mannit, Chlorkalium und Chlornatrium. Sie wurde noch nicht beobachtet in Kaliumnitrat, Natriumnitrat, Kaliumnatriumtartarat, Harnstoff.

Je stärker die Plasmolyse ist, um so mehr Zellen sterben vor Ablauf der zur Membranbildung nötigen Zeit ab.

Geringe Mengen von Äther haben keinen Einfluß auf die Zellhautbildung. Diese nimmt bei steigenden Mengen allmählich ab, wird aber erst bei merklicher Schädigung der Zelle sistiert.

Bei höheren Temperaturen ist die Zellhautbildung etwas stärker und erfolgt schneller. Andererseits tritt sie bei sehr tiefen Temperaturen erst sehr spät ein. Parallel mit dieser Abnahme geht eine Verlängerung der Lebensdauer.

Es gelang nicht, für die Zellhautbildung ein bestimmtes Optimum und Maximum der Temperatur festzustellen. Letzteres liegt augenscheinlich nahe dem Wachstumsmaximum.

Bei manchen Pflanzen, welche bei gewöhnlicher Temperatur keine neue Membran bilden, kann dies durch höhere Temperaturen erzielt werden. Dagegen gilt dies nicht für solche Zellen, welche normal infolge ihres Alters und ihrer Entwickelung diese Fähigkeit eingebüßt haben.

Die Zellhautbildung nimmt bei geringer Sauerstoffpressung ab. Die untere Sauerstoffgrenze ist bei den einzelnen Pflanzen verschieden, liegt aber im allgemeinen höher als die Wachstumsgrenze an unverletzten Pflanzen.

Die Abhängigkeit der Membranbildung von der Assimilation ist für Zygnema und einige andere Algen bekannt. Ähnliche Fälle konnten an den höheren Pflanzen nicht beobachtet werden. Bei diesen ist die Zellhautbildung also unabhängig vom Licht.

Die Zellhaut erwies sich stets als ein zusammenhängendes, ungefähr gleich dickes Häutchen, dessen Anlage je nach dem Grade der Plasmolyse als Zellhautkappe oder rings um den ganzen Protoplasten erfolgte. Verschiedentlich konnte dieser durch erneute Kontraktion zu mehrfacher Zellhautbildung angeregt werden.

Ein Wachstum während der Plasmolyse, welches für einige Algen bekannt ist, war an anderen Objekten nicht zu bemerken. Auch zeigten Zellen von Moosen und Protonema, welche nach der Zellhautbildung wieder in normale Verhältnisse gebracht wurden, kein weiteres Wachstum mehr.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Ich möchte nicht versäumen, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer auch an dieser Stelle für das gütige Entgegenkommen sowie die zahlreichen Anregungen meinen Dank auszusprechen. Auch Herrn Privatdozent Dr. Miehe bin ich zu Dank verpflichtet.

Spezialdruckerei für Dissertationen, Robert Noske Borna-Leipzig.

Lebenslauf.

Der Verfasser, Ernst Bruno Mann, evang.-lutherischer Konfession, wurde am 23. Dezember 1879 zu Thurm i. S. geboren. Er besuchte zunächst die Volksschule seines Heimatortes und die höhere Bürgerschule zu Zwickau, sodann das Realgymnasium daselbst, welches er 1901 mit dem Reifezeugnis verließ. Hierauf studierte er in Leipzig Naturwissenschaften. Vom 1. Oktober 1901 bis 1. Oktober 1902 genügte er seiner militärischen Dienstpflicht und setzte dann seine Studien in Leipzig fort. Er besuchte die Vorlesungen und Praktika der Herren Professoren Pfeffer, Chun, Credner, Wagner, ferner Vorlesungen der Herren Professoren Correns, zur Strassen, Zirkel, Wislicenus, Wiener, Ratzel, Partsch, Heinze, Wundt, Volkelt.